



基于物种分布模型的全球绿海龟空间分布及洄游廊道预测

邢衍阔^{1,2}, 王林龙^{1,2}, 刘敏³, 赵林林⁴, 康斌^{1,2}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;
2. 中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003;
3. 厦门大学海洋与地球学院, 福建 厦门 361102;
4. 自然资源部第一海洋研究所, 山东 青岛 266061

摘要: 环境因素影响物种的空间分布和动态, 全面了解环境与物种分布之间的关系对于其资源的管理和保护至关重要。绿海龟(*Chelonia mydas*)作为典型的长距离迁徙物种, 周期性地往返于索饵地和繁殖地之间, 迁徙距离可达数千千米。物种分布模型(species distribution model, SDM)是研究环境因子信息和物种分布关系的有效工具, 可以通过环境因子数据有效模拟物种潜在分布区域。本研究结合绿海龟物种出现记录点和环境变量, 应用物种分布模型预测不同时间段的绿海龟分布情况, 得出其分布区域的时空变化, 推断洄游路线。结果表明: 离岸距离、深度和海洋表层温度对绿海龟分布起重要作用; 太平洋西部、印度洋北部和大西洋西部为绿海龟主要适宜栖息范围; 大西洋-地中海以及印度洋-太平洋之间存在绿海龟洄游通道。同时, 基于气候变化模拟了绿海龟 2050 年和 2100 年的潜在分布区域, 分布范围在印度洋中部、太平洋中西部海域减少, 在大西洋中部海域增加, 在全球范围内呈现向高纬度海域扩散的趋势。

关键词: 绿海龟; 洄游路线; 物种分布模型; 潜在分布; 气候变化

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)10-1337-09

绿海龟(*Chelonia mydas*, Linnaeus 1758)广泛分布在热带、亚热带和温带海域^[1], 在加勒比海、印度洋、太平洋和中国南海分布较为广泛, 菲律宾许多岛屿、群岛和中国南海的南沙群岛是绿海龟的重要产卵场, 拥有良好的繁殖栖息环境^[2]。成年绿海龟主要以海草为食, 拥有海草床的海域基本上都有绿海龟的分布^[3]。除了雌性上岸产卵外, 绿海龟一生都生活在海洋中。作为海洋中典型的洄游动物, 绿海龟会在觅食地与筑巢地之间进行长距离迁徙。在洄游过程中, 洄游距离通常可达上千千米, 有时甚至会穿越整个大洋^[4], 生活在巴西海域的一些绿海龟会穿越整个大西洋到非洲东海岸进行筑巢活动^[5]。太平洋东部绿海龟群体

会移动 1500 多千米到达加拉帕戈斯群岛进行筑巢^[6]。在我国东部近岸海域夏季也会有绿海龟洄游觅食^[7]。由于过度捕捞、栖息地破坏、环境污染等原因, 全球范围内的绿海龟数量明显下降^[8-9]。因温度在孵化过程中决定其性别^[10], 全球变暖也是绿海龟面临的严峻问题。现在绿海龟已被世界自然保护联盟(IUCN)红色名录列为濒危等级(EN)^[11], 在我国被列为国家一级野生保护动物。了解绿海龟时空分布特征, 对合理有效地保护绿海龟具有重要意义。目前, 研究绿海龟的洄游主要依靠卫星定位跟踪的方法进行观察^[12-14], 但是卫星追踪定位器成本高, 且需要大量投入, 长时间观察花费巨大; 而应用模型对全球范围内的绿

收稿日期: 2021-04-09; 修订日期: 2021-06-09.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41976091); 中央高校基本科研业务费项目(201964002).

作者简介: 邢衍阔(1997-), 男, 硕士研究生, 主要从事海洋生物保护研究. E-mail: xingyankuo@163.com

通信作者: 康斌, 教授, 从事渔业资源相关研究. E-mail: bkangfish@163.com

海龟分布范围进行预测可以得到物种的环境适宜性地图及其局部丰度信息^[15]。

物种分布模型(SDM)是基于物种分布信息和环境数据,预测物种潜在分布的有利工具^[16-17]。SDM 的原理是利用物种已有的分布数据和环境数据产生以生态位为基础的物种生态需求,探索物种已知分布区的环境特征与潜在分布区的非随机关系,预测未来气候环境下物种的实际分布与潜在分布^[18]。SDM 在陆地物种中已经得到广泛应用,在海洋领域主要用于濒危物种分布和海洋保护区规划^[19-20]。例如 Feitosa 等^[21]对小尾真鲨(*Carcharhinus porosus*)的分布进行了预测,提出了在南美北部海岸建立海洋保护区的应对措施;SDM 同样可以应用于未来环境条件下的物种分布情况,Gamliel 等^[22]应用 SDM 预测海洋变暖对地中海 6 种海洋生物的影响,为生物多样性管理计划提供信息,并有助于保护受到威胁的海洋生物群体。

本研究通过运用物种分布模型评估各环境变量对绿海龟分布的相对贡献,确定不同环境变量对绿海龟分布的影响;预测绿海龟在当前环境条件下的潜在分布区,并探讨可能存在的洄游路线;预测在未来环境变化条件下绿海龟的分布范围,提出合理的保护建议,为拟定更加完善的绿海龟保护措施提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域及分布数据

该研究针对全球绿海龟的分布范围,主要研究区域位于热带、亚热带及温带海域。绿海龟分布数据来源于生物多样性信息数据库 Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org/>) 和 Ocean Biodiversity Information System (<https://obis.org/>) 中 20 世纪 90 年代后的记录数据,为了与环境数据的分辨率相匹配(5'×5', 约 9.2 km×9.2 km),每个栅格中仅随机使用一条绿海龟分布记录(图 1),以减少采样带来的偏差^[23-24]。

1.2 环境数据

考虑当前和未来气候情境下的生物学相关性和数据可用性,在 Bio-ORACLE (<https://www.bio-oracle.org/>) 获取海洋表层最大温度、海洋表层

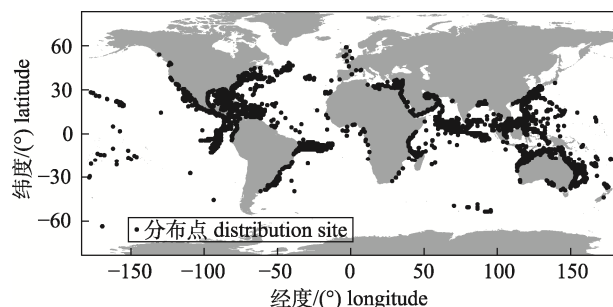


图 1 绿海龟分布点

Fig. 1 The distribution grounds for *Chelonia mydas*

平均温度、海洋表层最小温度、海洋表层最大盐度、海洋表层平均盐度、海洋表层最小盐度、海洋表层最大流速、海洋表层平均流速、海洋表层最小流速,在 Global Marine Environment Datasets 数据库 (<http://gmed.auckland.ac.nz/index.html>) 获得水深度和离岸距离,共 11 个环境变量。考虑环境变量之间的相关性,基于环境图层之间的 Pearson's 相关系数对各环境变量进行相关性分析,仅保留相关系数值 ≤ 0.7 的环境变量(应用最广泛)^[25]。经过相关性分析后选取海洋表层平均温度、海洋表层平均盐度、海洋表层平均流速、水深和离岸距离 5 个环境变量作为预测当前分布的环境变量。未来环境数据综合 Bio-ORACLE 提供两个时间段(2040—2050 年,2090—2100 年)平均值的 2 种不同情境,即典型浓度路径(representative concentration pathway, RCP): RCP26 低浓度排放情境, RCP85 高浓度排放情境。选择未来海洋表层平均温度、海洋表层平均盐度、海洋表层平均流速、深度和离岸距离作为未来分布的环境变量,认为未来情况下深度和离岸距离保持不变。

1.3 当前和未来分布模型建立

使用 R (版本 3.6.1)语言 biomod2^[26]包中提供的 10 种算法组成的集成建模方法关联绿海龟分布数据与环境,包括人工神经网络(artificial neural network, ANN)、分类树分析(classification tree analysis, CTA)、柔性判别分析(flexible discriminant analysis, FDA)、广义加性模型(generalized additive model, GAM)、推进式回归树模型(generalized boosting model, GBM)、广义线性模型(generalized linear model, GLM)、多元适应回归样条函数(multiple

adaptive regression splines, MARS)、最大熵模型(maximum entropy, Maxent)、随机森林模型(random forest, RF)和表面分布区分室模型(surface range envelope, SRE)。在建立模型过程要求一组环境条件与物种存在的环境条件进行对比, 同时需要物种实际分布数据和物种缺失分布数据。对于大多数物种来说, 实际的采样样点数据有限, 而伪分布数据(pseudo-absence)作为一种代替方法^[27], 有效地弥补了这一缺陷。本研究在研究区域内随机生成 10000 个伪分布点, 利用所有发生和伪分布数据建立模型, 以提高模型的预测性能^[17,26-29]。在模拟过程中数据被随机分成 5 组, 每组具有相同的数量分布记录, 其中 4 组用于模型训练, 剩余 1 组用于模型验证^[17,26]。为了评估每种建模技术的预测性能, 重复了 10 次 5-fold 交叉验证过程。使用 TSS (真实技巧统计值)和 AUC (ROC 曲线下的面积)的值来评估模型的准确性。TSS 值的范围为 0~1; AUC 的范围为 0~1。本研究选取 TSS>0.6, AUC>0.8 为模型选择标准^[30-31]。应用随机方法测量所有预测变量和评估变量的之间的 Pearson 相关性^[17,26], 评估了每个变量在预测物种分布过程中的相对重要性。

1.4 绿海龟洄游预测

对随机筛选后的绿海龟数据按周年时间序列进行分组, 每两个月为 1 组, 共将其分为 6 组数据(表 1)。在对绿海龟洄游的预测中使用 4 个预测变量(温度、盐度、水深、离岸距离), 其中不同月份的海洋表面温度和盐度数据是在 MAESPEC (<http://marspec.org/>)获取。而后按照当前分布模型建立方法对 6 组数据分别建立模型, 得到不同时间段的潜在分布, 再构建不同时间段的分布变化图。

表 1 绿海龟分布记录数据分组

Tab. 1 Grouping of green turtle distribution records

分组 group	数据个数 number of data	月份 month
1	793	1-2
2	787	3-4
3	1299	5-6
4	1322	7-8
5	1038	9-10
6	865	11-12

2 结果与分析

2.1 绿海龟当前分布区预测

基于模型结果中的 TSS 和 AUC 值, 选择了 10 种(ANN, CTA, FDA, GAM, GBM, GLM, MARS, Maxent, RF, SRE)对模型有较高性能的算法组合来进行模型预测分析(图 2)。而组合模型的 AUC 值为 0.9481, TSS 值为 0.7685, 高于除 RF 外所有单个模型。结果表明, 离岸距离、深度和海洋表面温度对绿海龟分布影响贡献较大, 而流速和海洋表面盐度对模型的贡献程度很小(图 3)。根据模型的预测结果表明, 当前环境条件下大西洋、地中海、印度洋-太平洋 50°N~40°S 近岸海域为绿海龟的适宜生存范围(图 4)。

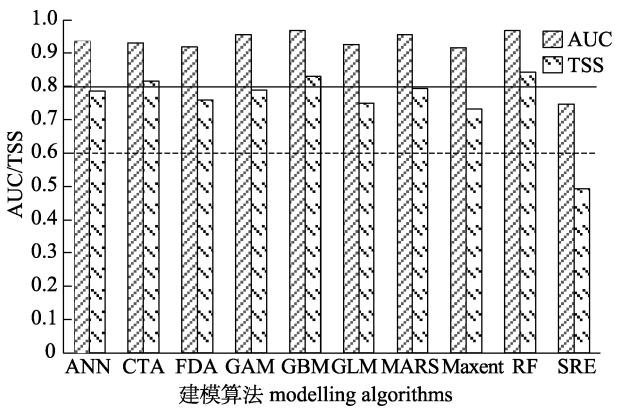


图 2 10 种建模算法的操作特征曲线(AUC)和真实技能统计(TSS)值

虚线表示选择水平(AUC=0.8, TSS=0.6).

Fig. 2 The area under the receiver operating characteristic curve (AUC) and true skill statistics (TSS) values of ten modelling algorithms used in this study Dotted lines represent cut-off levels (AUC=0.8 and TSS=0.6)

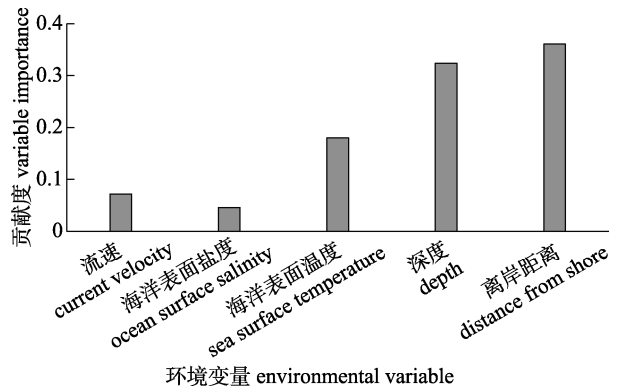


图 3 预测变量对构建绿海龟分布模型的贡献

Fig. 3 The contribution of five predictors to the construction of the green turtle distribution model

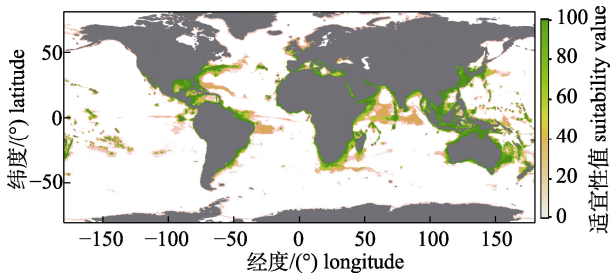


图 4 绿海龟在当前环境条件下的全球潜在分布
生境适宜性范围由 0 (白色)到 100 (绿色).

Fig. 4 The global potential distribution of green turtles under current environmental conditions
The habitat suitability ranges from 0 (white) to 100 (green).

2.2 绿海龟未来分布区预测

集合模型的预测结果表明不同环境变化情境下绿海龟分布范围有所不同(表 2)。在低浓度排放情境下适宜栖息地将减少(2050s-RCP26), 在高浓

度排放情境下适宜栖息地将增加(2100s-RCP85), 不同情景下都显示绿海龟有向高纬度地区扩张的趋势, 而在印度洋和太平洋赤道低纬度地区绿海龟活动范围将收缩, 在未来长远气候环境条件下绿海龟会在大西洋中部获得大片适宜栖息地(图 5)。

表 2 未来气候情景下绿海龟的预计范围变化
Tab. 2 Changes in the expected range of green turtles under future climate scenarios %

未来气候情景 future climate scenario	2050s	2100s
RCP26	-0.289	-1.551
RCP85	-0.042	5.41

注: RCP 代表性浓度路径; 2050s 为 2040–2050 年的平均值; 2100s 为 2090–2100 年的平均值。
Note: RCP represents representative concentration path. 2050s represents the average of 2040–2050; 2100s represents the average of 2090–2100.

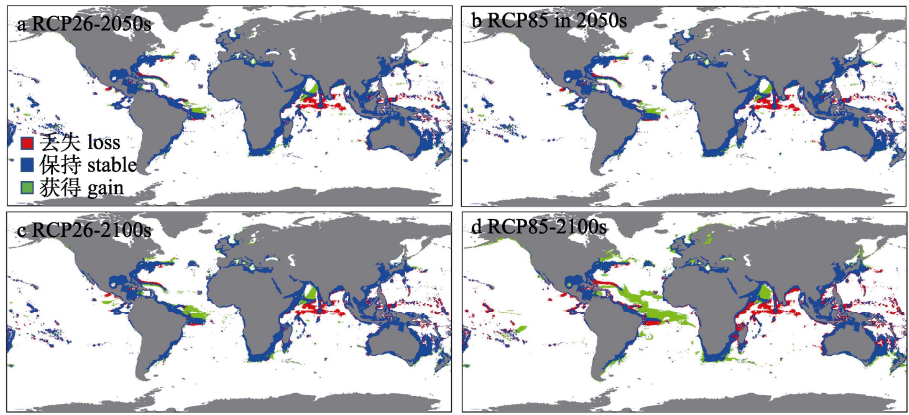


图 5 绿海龟在当前环境条件下的全球潜在分布
a. RCP26 情景下 2050 年绿海龟栖息地适宜性变化; b. RCP85 情景下 2050 年绿海龟栖息地适宜性变化; c. RCP26 情景下 2100 年绿海龟栖息地适宜性变化; d. RCP85 情景下 2100 年绿海龟栖息地适宜性变化; 红色表示未来栖息地减少区域, 绿色表示未来栖息地增加区域, 蓝色表示现在和未来适宜栖息地保持不变区域.

Fig. 5 The global potential distribution of green turtles under future environmental conditions
a. The suitability change of green sea turtle habitat in 2050 under the RCP26 scenario; b. The suitability change of green sea turtle habitat in 2050 under the RCP85 scenario; c. The suitability change of green sea turtle habitat in 2100 under the RCP26 scenario; d. The suitability change of green sea turtle habitat in 2100 under the RCP85 scenario. The red areas represent the loss in future, the green areas represent the increase, and the blue areas represent the remaining unchanged.

2.3 绿海龟洄游规律预测

用 6 组数据对不同时间段的绿海龟分布范围分别进行模拟, 得到绿海龟在不同时间段的全球潜在分布图(图 6)。不同时期的绿海龟分布范围变化图(图 7)显示北半球大西洋群体主要由墨西哥湾和加勒比海域向美国东部大西洋近岸海域进行洄游, 南半球群体向巴西、乌拉圭海域进行洄游, 还有部分群体向大西洋中部阿森松群岛

(Ascension Islands)进行洄游。大西洋-地中海群体主要为北美近岸海域向地中海内部进行洄游迁徙。在印度洋海域绿海龟群体表现为由印度洋中部群岛塞舌尔、查戈斯群岛向近岸迁移的趋势。太平洋东部群体表现为沿近岸分别向南北方向进行洄游, 印度尼西亚和澳大利亚绿海龟会向东部进行洄游, 有些会横跨太平洋到达太平洋东部海域。

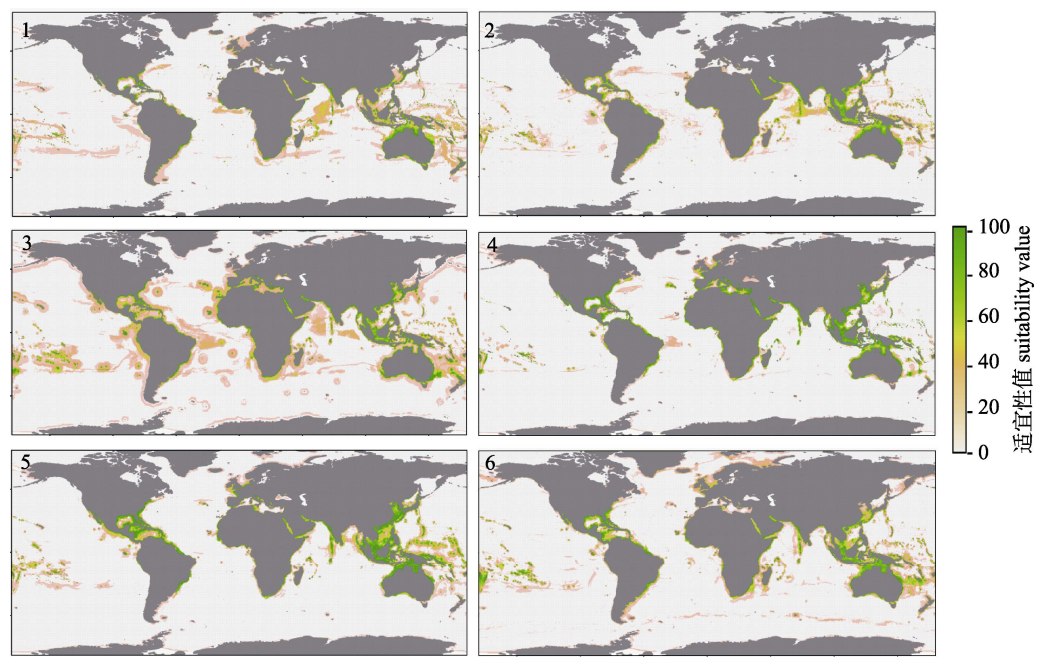


图 6 绿海龟在不同时间段的全球潜在分布图
生境适宜性范围从 0 到 100.

1. 1 月 2 月潜在分布; 2. 3 月 4 月潜在分布; 3. 5 月 6 月潜在分布; 4. 7 月 8 月潜在分布;
5. 9 月 10 月潜在分布; 6. 11 月 12 月潜在分布.

Fig. 6 The global potential distribution of green turtles in different time periods
The habitat suitability ranges from 0 to 100.

1. Potential distribution for January and February; 2. Potential distribution in March and April;
The sequence to 6 is potential distribution in November and December.

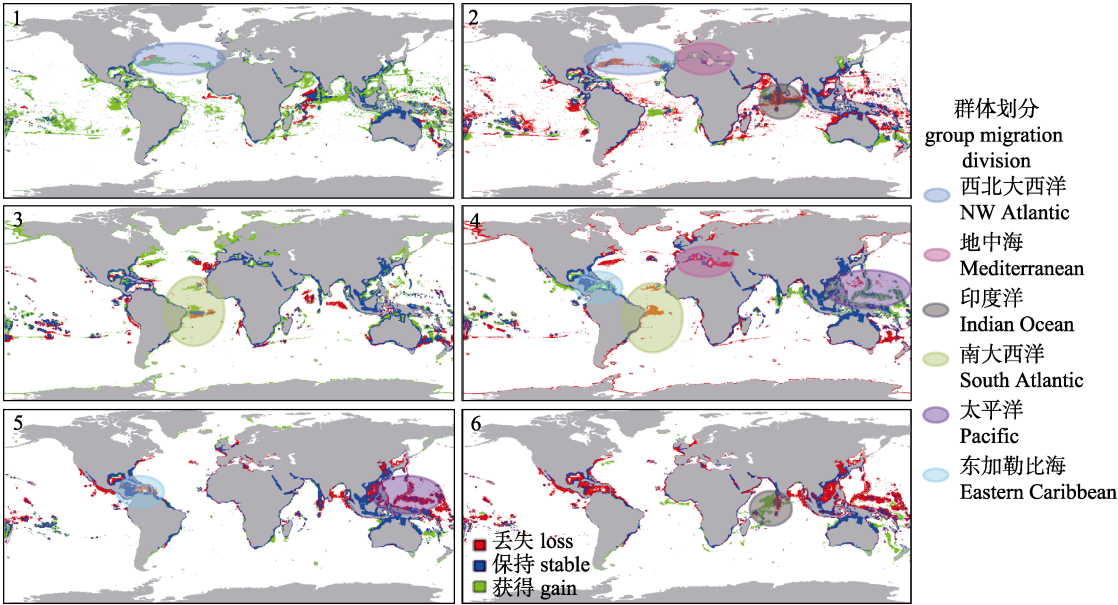


图 7 绿海龟不同时期的潜在分布范围变化图

1. 1-2 月到 3-4 月变化; 2. 3-4 月到 5-6 月变化; 3. 5-6 月到 7-8 月变化; 4. 7-8 月到 9-10 月变化;
5. 9-10 月到 11-12 月变化; 6. 11-12 月到翌年 1-2 月变化.

Fig. 7 The potential distribution of green turtles varies in different months

1. Change in January and February to March and April; 2. Change in March and April to May and June.
The sequence to 6 is November and December to January and February in the next years.

根据模型预测结果,不同群体洄游迁移时间有一定的差异。大西洋群体中绿海龟迁移时间较太平洋群体移动要早。西北大西洋群体会在 3—4 月横跨北大西洋向地中海迁移;5—6 月到达地中海海域,在此地进行交配;7—8 月在地中海东部筑巢产卵,在模型预测中整个地中海在此时间段都适宜绿海龟生存;到 10 月离开地中海重新回到大西洋中部和墨西哥湾海域并在此地停留相当长时间。同时东加勒比海绿海龟会在 7—8 月沿着近岸向北迁徙,在 11 月向南返回此海域。阿森松群岛(Ascension Island)是绿海龟在南大西洋最大聚集地,在 5—6 月会向近岸南北两个方向进行扩散,一部分群体进入巴西、苏里南,另一部分进入巴西南部 and 乌拉圭,而乌拉圭海域的部分绿海龟也会在 5—6 月向北迁移;到 11—12 月有向南移动的趋势。印度洋海域的绿海龟主要在印度洋中部岛屿与西南印度洋和西北印度洋之间的洄游。7—8 月绿海龟达到阿拉伯半岛海域,同样有部分绿海龟向马达加斯加、莫桑比克海域进行移动;1—2 月重新回到印度洋中部海域。因为印度洋海域岛屿较多,而且大部分位于中低纬度,大部分绿海龟进行较短距离的洄游,南北方向的洄游不明显。可能存在绿海龟在 9—10 月到达印度洋东部,与太平洋群体相混合的现象。太平洋群体存在两个不同洄游迁移路线,西部群体在 5—6 月向北迁徙到达中国黄渤海和日本九州海域,到 9—10 月离开向南洄游。太平洋中部群体会向两个方向移动,一部分 9—10 月到达太平洋东部海域,另一部分向印度尼西亚、巴布亚新几内亚海域移动。

另外在大西洋中墨西哥湾、加勒比海海域,印度洋中波斯湾、红海及莫桑比克海域,太平洋东南亚海域、澳大利亚北部海域常年有绿海龟生存。

3 讨论

3.1 模型预测的准确性

绿海龟广泛分布于热带-亚热带海域中,近年来受环境或人为等因素影响,种群数量显著下降。以往对绿海龟的环境潜在适应性多使用单一算法来进行预测^[32-33]。多数研究表明 SDMs 建模算法中有许多不确定性,而使用组合模型的方法

可以将这些不确定性降到最低^[17,30,34]。本研究使用组合模型进行预测,结果与已知绿海龟生存范围(热带、亚热带、温带海域)相当符合。尽管如此,作者使用的建模方法仍然有部分局限性。首先,除必要环境因素外,人为因素日益成为影响生物分布的关键因素^[35-36]。受限于对人为影响进行定量数值化,本研究未考虑人为因素对物种分布的影响。其次,物种扩散能力在调节物种分布方面也很重要^[17]。绿海龟的扩散是一个复杂的过程,在觅食地与产卵场之间受到洋流和其自身游泳能力的影响^[1],很难准确估计绿海龟的扩散趋势。本研究预测绿海龟适宜分布时,假定没有扩散限制,因此研究结果可能会高估绿海龟的分布范围。

3.2 绿海龟洄游路线

本研究对洄游预测的结果与按照分子标记和区域位置进行划分的全球绿海龟分布区域有很高相似性^[37],除中南太平洋和西南太平洋群体的预测存在差异外,其余群体都基本符合绿海龟的种群划分。存在差异的原因可能是这两个群体进行短距离的洄游。大西洋北部绿海龟群体在墨西哥环流与北大西洋暖流的影响下一支因觅食而向北到达美国北部沿岸海域;另一支在北大西洋暖流的影响下直接到达地中海进行繁殖活动。南部群体在南赤道逆流的影响下到达南美洲近岸,又在近岸洋流的影响下向南北进行觅食活动。印度洋海域群体在南赤道暖流的影响下迁徙到非洲近岸莫桑比克海域进行摄食活动,在近岸洋流(马达加斯加流和莫桑比克流)影响下会向南进行移动。根据模型预测可能有部分绿海龟在夏季环流影响下到达东南亚。5—8 月太平洋群体中绿海龟在日本暖流的作用下向北进行觅食迁移,最远处可到达中国渤海和日本海附近,在 9—10 月返回低纬度海域进行越冬,太平洋东部群体有相同的运动模式。南部群体会在 11—12 月沿东澳大利亚暖流到达澳大利亚东部和新西兰进行产卵和觅食活动。太平洋中部群体沿南赤道暖流到澳大利亚、斐济等地进行觅食活动。

3.3 绿海龟分布范围变化

情景模拟分析表明,未来绿海龟在印度洋和

太平洋的生存范围将减少,而大西洋种群适宜范围将会增加。随着人类活动的加剧,在印度洋-太平洋海域,海洋生态环境遭到了严重的破坏,采沙、围垦和旅游观光严重破坏了绿海龟原有产卵地和栖息地的生态环境,乱捕和乱挖海龟蛋也加剧了绿海龟数量的减少。此外,沿海渔业的发展、过度捕捞海洋生物资源严重影响到海龟的食物来源^[38]。在我国,近海绿海龟产卵场退化严重,几乎丧失其功能^[2],而马来西亚槟榔屿 Island 已有十年没有海龟上岸进行产卵^[39],印度洋阿曼海域绿海龟数量也减少一半以上^[40]。绿海龟作为海洋爬行动物,温度是影响其分布的一个重要环境因子,一般生活在温度在 20~30 °C 的海域^[41]。全球气候变暖导致的海洋温度升高将会扩大绿海龟生活范围使其向高纬度海域进行扩散。绿海龟是洄游性物种,成年后会返回出生地进行交配、生殖,环境温度升高将会减少绿海龟的产卵场。孵化时的环境温度是决定绿海龟性别的最关键因素,在低温(通常为 26~28 °C)条件下以雄性为主,中温(通常为 28~30 °C)时雄雌比例相近,而高温(30~34 °C)条件下主要为雌性^[42]。全球气温变暖导致绿海龟孵化出绝大多数为雌性,最终导致性别比例失衡而对绿海龟种群产生严重威胁^[43]。东南亚和澳大利亚北部在实际和模型预测中均为绿海龟重要的活动区域,但 21 世纪少有记录绿海龟产卵地点,当地绿海龟遭到严重破坏,数量急剧下降甚至消失,应加大对此地的研究和保护力度。

3.4 绿海龟保护管理

在对绿海龟的保护过程中不仅要考虑人为因素造成栖息地破坏,同样要综合考虑环境气候改变对绿海龟的影响,同时要注意绿海龟的迁徙洄游时间和通道。对于濒危物种保护,建立保护区一直被认为是最有效的手段^[44]。现在已经有许多国家和地区建立了绿海龟保护区^[14,45]。由于绿海龟数量已经降低到濒危水平,仅靠保护繁殖地的方法难以将之恢复至安全水平^[46],所以应及时相应调整保护策略,对绿海龟觅食地和产卵场建立不同类型的保护区,同时要注意绿海龟的洄游通道,避免在洄游期间进行捕捞和航行作业;对渔具进行改造,减少渔业误捕;加强同渔民的合作

保护,实施保护奖励机制,提高渔民的保护意识。

本研究构建了物种分布组合模型用于预测全球绿海龟的空间分布格局和洄游廊道,以及预测在未来气候变化下该物种的栖息地变化模式。结果显示该模型具有较高的预测性能,海洋表面温度、海洋深度和离岸距离是影响绿海龟分布的关键因素。模型预测表明当前环境条件下绿海龟适宜生存范围为 50°N~40°S 的近岸海域,且在未来环境条件下绿海龟会向高纬度海域扩张。大西洋群体主要由墨西哥湾和加勒比海域向美国东部大西洋近岸海域进行洄游;西南大西洋群体向巴西、乌拉圭海域进行洄游;大西洋-地中海群体主要由北美近岸海域向地中海内部进行洄游迁徙;在印度洋海域绿海龟群体表现为由印度洋中部群岛塞舌尔、查戈斯群岛向近岸海域迁移;太平洋东部群体表现为沿近岸分别向南北方向进行洄游。本研究结果有助于进一步了解绿海龟的空间分布规律,为其保护管理提供科学指导,同时可作为其他濒危物种保护的参考案例。

参考文献:

- [1] Hirth H F. Synopsis of the biological data on the green turtle '*Chelonia mydas*' (Linnaeus 1758)[R]. USFWS Biological Report, 1997: 5-8.
- [2] Chan S K F, Cheng I J, Zhou T, et al. A comprehensive overview of the population and conservation status of sea turtles in China[J]. *Chelonian Conservation and Biology*, 2007, 6(2): 185.
- [3] Chambault P, de Thoisy B, Huguin M, et al. Connecting paths between juvenile and adult habitats in the Atlantic green turtle using genetics and satellite tracking[J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(24): 12790-12802.
- [4] Lohmann K J, Luschi P, Hays G C. Goal navigation and island-finding in sea turtles[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 356(1-2): 83-95.
- [5] Ballorain K, Ciccione S, Bourjea J, et al. Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island[J]. *Marine Biology*, 2010, 157(12): 2581-2590.
- [6] Seminoff J A, Zárate P, Coyne M, et al. Post-nesting migrations of Galápagos green turtles *Chelonia mydas* in relation to oceanographic conditions: Integrating satellite telemetry with remotely sensed ocean data[J]. *Endangered Species Research*, 2008, 4: 57-72.
- [7] Cheng I J. Post-nesting migrations of green turtles (*Chelonia mydas*) at Wan-An Island, Penghu Archipelago, Taiwan[J]. *Marine Biology*, 2000, 137(4): 747-754.

- [8] Bjorndal K A, Bolten A B, Lagueux C J. Decline of the nesting population of hawksbill turtles at Tortuguero, *Costa Rica*[J]. *Conservation Biology*, 1993, 7(4): 925-927.
- [9] Wallace B P, DiMatteo A D, Bolten A B, et al. Global conservation priorities for marine turtles[J]. *PLoS One*, 2011, 6(9): e24510.
- [10] Bull J J. Sex determination in reptiles[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1980, 55(1): 3-21.
- [11] Seminoff J A. *Chelonia mydas*, the IUCN Red List of threatened species[R]. Southwest Fisheries Science Center, U.S., 2004: e.T4615A11037468.
- [12] Kaplan D M, Planes S, Fauvelot C, et al. New tools for the spatial management of living marine resources[J]. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2010, 2(1-2): 88-93.
- [13] Chambault P, de Thoisy B, Huguin M, et al. Connecting paths between juvenile and adult habitats in the Atlantic green turtle using genetics and satellite tracking[J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(24): 12790-12802.
- [14] Hays G C, Mortimer J A, Ierodiaconou D, et al. Use of long-distance migration patterns of an endangered species to inform conservation planning for the world's largest marine protected area[J]. *Conservation Biology*, 2014, 28(6): 1636-1644.
- [15] Lozier J D, Mills N J. Predicting the potential invasive range of light brown apple moth (*Epiphyas postvittana*) using biologically informed and correlative species distribution models[J]. *Biological Invasions*, 2011, 13(10): 2409-2421.
- [16] Capinha C, Leung B, Anastácio P. Predicting worldwide invasiveness for four major problematic decapods: An evaluation of using different calibration sets[J]. *Ecography*, 2011, 34(3): 448-459.
- [17] Guisan A, Thuiller W, Zimmermann N E. *Habitat Suitability and Distribution Models*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2017: 224-237.
- [18] Li G Q, Liu C C, Liu Y G, et al. Advances in theoretical issues of species distribution models[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(16): 4827-4835. [李国庆, 刘长成, 刘玉国, 等. 物种分布模型理论研究进展[J]. *生态学报*, 2013, 33(16): 4827-4835.]
- [19] Cheung W W L, Lam V W Y, Sarmiento J L, et al. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios[J]. *Fish and Fisheries*, 2009, 10(3): 235-251.
- [20] Melo-Merino S M, Reyes-Bonilla H, Lira-Noriega A. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence[J]. *Ecological Modelling*, 2020, 415: 108837.
- [21] Feitosa L M, Martins L P, de Souza L A Jr, et al. Potential distribution and population trends of the smalltail shark *Carcharhinus porosus* inferred from species distribution models and historical catch data[J]. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2020, 30(5): 882-891.
- [22] Gamliel I, Buba Y, Guy-Haim T, et al. Incorporating physiology into species distribution models moderates the projected impact of warming on selected Mediterranean marine species[J]. *Ecography*, 2020, 43(7): 1090-1106.
- [23] Hijmans R J. Cross-validation of species distribution models: Removing spatial sorting bias and calibration with a null model[J]. *Ecology*, 2012, 93(3): 679-688.
- [24] Boria R A, Olson L E, Goodman S M, et al. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models[J]. *Ecological Modelling*, 2014, 275: 73-77.
- [25] Dormann C F, Elith J, Bacher S, et al. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance[J]. *Ecography*, 2013, 36(1): 27-46.
- [26] Thuiller W, Georges D, Engler R. biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling[CP]. R package version 3.3.7, 2014.
- [27] Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert C H, et al. Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many?[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 327-338.
- [28] Elith J, Leathwick J R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2009, 40(1): 677-697.
- [29] Elith J, Graham C H. Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models[J]. *Ecography*, 2009, 32(1): 66-77.
- [30] Zhang Z X, Capinha C, Weterings R, et al. Ensemble forecasting of the global potential distribution of the invasive Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*[J]. *Hydrobiologia*, 2019, 826(1): 367-377.
- [31] Araújo M B, Pearson R G, Thuiller W, et al. Validation of species-climate impact models under climate change[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(9): 1504-1513.
- [32] Dalleau M, Kramer-Schadt S, Gangat Y, et al. Modeling the emergence of migratory corridors and foraging hot spots of the green sea turtle[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(18): 10317-10342.
- [33] Putman N F, Naro-Maciel E. Finding the 'lost years' in green turtles: Insights from ocean circulation models and genetic analysis[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 280(1768): 20131468.
- [34] Thuiller W, Guéguen M, Renaud J, et al. Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 1446.
- [35] Larson C L, Reed S E, Merenlender A M, et al. Effects of recreation on animals revealed as widespread through a global systematic review[J]. *PLoS One*, 2016, 11(12): e0167259.
- [36] Wilson M W, Ridlon A D, Gaynor K M, et al. Ecological impacts of human-induced animal behaviour change[J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(10): 1522-1536.
- [37] Jensen M P, FitzSimmons N N, Bourjea J, et al. The evolutionary history and global phylogeography of the green turtle (*Chelonia mydas*)[J]. *Journal of Biogeography*, 2019, 46(5): 860-870.
- [38] Serafini T Z, Lopez G G, da Rocha P L B. Nest site selection

- and hatching success of hawksbill and loggerhead sea turtles (Testudines, Cheloniidae) at Arembpe Beach, northeastern Brazil[J]. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 2009, 8(1): 3-17.
- [39] Mohd Salleh S, Nishizawa H, Mohd Sah S A, et al. Reproductive seasonality and environmental effects in green turtle (*Chelonia mydas*) nesting at Penang Island, Malaysia[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2020, 100(4): 645-650.
- [40] Mahmoud I, Al-Bahry S, Al-Musharafi S, et al. Nesting strategy in the green turtle, *Chelonia mydas*, during high and low nesting peaks at Ras Al-Hadd, Oman[C]//*Proceedings of the International Conference on Advances in Environment Research*, 2015, 4: 84-87.
- [41] Keller M, Mustin W. Examining the preference for shade structures in farmed green sea turtles (*Chelonia mydas*) and shade's effect on growth and temperatures[J]. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 2017, 48(1): 121-130.
- [42] Booth D T. Influence of incubation temperature on sea turtle hatchling quality[J]. *Integrative Zoology*, 2017, 12(5): 352-360.
- [43] Blechschmidt J, Wittmann M J, Blüml C. Climate change and green sea turtle sex ratio—preventing possible extinction[J]. *Genes*, 2020, 11(5): 588.
- [44] Mittermeier R A, Myers N, Thomsen J B, et al. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: Approaches to setting conservation priorities[J]. *Conservation Biology*, 1998, 12(3): 516-520.
- [45] Gallo B M G, Macedo S, de B Giffoni B, et al. Sea turtle conservation in Ubatuba, southeastern Brazil, a feeding area with incidental capture in coastal fisheries[J]. *Chelonian Conservation and Biology*, 2006, 5(1): 93.
- [46] Spotila J R, Reina R D, Steyermark A C, et al. Pacific leatherback turtles face extinction[J]. *Nature*, 2000, 405(6786): 529-530.

Global prediction of spatial distribution and migratory corridors of green turtles based on species distribution modeling

XING Yankuo^{1,2}, WANG Linlong^{1,2}, LIU Min³, ZHAO Linlin⁴, KANG Bin^{1,2}

1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;
2. Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education; Ocean University of China, Qingdao 266003, China;
3. College of Ocean and Earth Sciences, Xiamen University, Xiamen 361102, China;
4. First Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Qingdao 266061, China

Abstract: Green turtles (*Chelonia mydas*) are widely distributed in tropical and subtropical seas. As a typical long-distant migratory species, they frequently travel between feeding and nesting grounds, and some can travel thousands of kilometers in migrations. The green turtle population has sharply declined globally, chiefly due to overfishing and habitat loss. In addition, global warming can influence the population structure to a female-biased sex ratio. In this study, we designed the species distribution model (SDM) to predict the migration route and the potential distribution range of green turtles. The occurrence of green turtles and environmental variables were used to construct an ensemble SDM. Based on this model, the distribution range and possible migration route of the green turtle were projected under the conditions of future climate change scenarios. It was predicted that offshore distance, depth, and surface temperature will be important factors influencing the migration of green turtles. It was also predicted that the Western Pacific, Northern Indian, and Western Atlantic oceans will be important habitats. Migration corridors are found in Atlantic-Mediterranean and Indian-Pacific groups. In keeping with future climate change, the suitable habitats for green turtles under the low-concentration emission scenario (RCP26) will decrease, and the suitable habitats under the high-concentration emission scenario (RCP85) will increase, irrespective of the scenarios. Additionally, the green turtles showed a tendency to expand toward the polar regions under both two concentration emission scenarios. These results provide scientific methods to use in the protection of green turtles, an important marine species, by exploring possible migration routes and changes in their habitats under future climate change conditions.

Key words: *Chelonia mydas*; migratory route; species distribution model (SDM); potential distribution; climate change

Corresponding author: KANG Bin. E-mail: bkangfish@163.com